



Estudios genéticos en poblaciones de lengua chibcha*

Z. LAYRISSE, M. LAYRISSE Y A. RODRÍGUEZ-LARRALDE

INSTITUTO VENEZOLANO DE INVESTIGACIONES CIENTÍFICAS

CENTRO DE MEDICINA EXPERIMENTAL, CARACAS, VENEZUELA

Página anterior

Cascabel tairona MO 29.730.

Abstract: The authors present several studies of genetical markers in 22 populations with Chibcha-Paez language, based on the idea that there is a relation between genetics and language. They identify some features that could distinguish and characterize these Chibcha-Paez speaking populations from others. Some of these are the high frequency of Transferrine D chi, presence of private variants in certain genetical systems, presence of HLCA-Cwl, low frequency of HLA and Cw4 and lack or low frequency of The Diego antigen. Genetical distances get larger when the Chibcha and the Paez groups are analyzed together.

Se ha observado que las poblaciones indígenas suramericanas con una misma afiliación lingüística tienden a habitar en territorios adyacentes y a ser más homogéneas desde el punto de vista cultural y genético (Salzano y Callegari-Jacques, 1988); sin embargo, aunque la relación entre la evolución genética y del lenguaje ha despertado mucho interés y es actualmente motivo de estudios extensos (Cavalli-Sforza et al., 1988), todavía origina mucha discusión. Igual sucede con la reciente polémica en torno a la hipótesis de que un número reducido de oleadas migratorias explicaría el poblamiento de América, basada en evidencias lingüísticas, dentales y genéticas (Greenberg et al., 1986).

La relación entre genética y lenguaje en las poblaciones indígenas Chibcha, ha sido previamente analizada por varios autores (Layrisse et al., 1963, 1964; Spielman et al., 1979; Salzano y Callegari-Jacques, 1988; Barrantes et al., 1982; Barrantes et al., 1990; Barrantes, 1990). Estos estudios han incluido un número limitado de grupos, bien porque ese era el interés de los autores, o posiblemente, porque no existe consenso en la clasificación de las diferentes tribus pertenecientes a este grupo lingüístico.

Desde hace mucho tiempo se ha encontrado conexión entre los ramas lingüísticas Chibcha y Paeza (Rivet, 1942), considerándose esta combinación como uno de los seis grandes grupos lingüísticos de América (Greenberg, 1987). Las poblaciones indígenas generalmente reconocidas como de afiliación lingüística Chibcha, o Paeza, se distribuyen principalmente en zonas montañosas o tierras altas del noroeste de América del Sur y al sur de la América Central, con pocas excepciones. A pesar de que existe controver-

Ponencia presentada al VI Congreso de Antropología en Colombia (Bogotá, junio de 1992).

Se agradece la colaboración de Omar Balbas en los análisis estadísticos y de Lubomira Rybak en la preparación del manuscrito.

sia sobre la inclusión de algunos grupos indígenas de tierras bajas entre los que hablan estas lenguas —los Yanomami, Warao y Noanamá, por ejemplo (Loukotka, 1968, Swadesh, 1959; Wilbert, 1972; Greenberg, 1960)—, para esta revisión seguiremos la clasificación de Greenberg (1987) (Tabla 1).

Tabla 1. Poblaciones indígenas de lengua Chibcha-Paeza [según Greenberg, 1987] y grupos en los cuales fueron incluidas para el análisis.

| Chibcha | | | Paeza | | |
|----------|-----------|----------|-----------|-----------|---------|
| Barí | (3,5) | Huetar* | | Atacama | (3,4) |
| Bokota | (1,2,3,5) | Kuna | (1,2,3,5) | Cayapa | (3,4) |
| Boruca | (1,2,3,5) | Miskito | (3,5) | Chocó* | |
| Bribri | (1,2,3,5) | Rama | (3,5) | Colorado | (3,4) |
| Cabécar | (1,2,3,5) | Sumo | (3,5) | Cuáiquer* | |
| Chimila* | | Téribé | (2,3,5) | Itonama | (3,4) |
| Ica | (3,5) | Tunebo | (3,5) | Noanamá | (2,3,4) |
| Guaymi | (1,2,3,5) | Yanomami | (1,2,3,5) | Paez | (3,4) |
| Guatuso | (2,3,5) | | | Warao | (1,3,4) |

* No incluidas en este análisis.

(l) Se indican los grupos en los cuales la tribu fue incluida para el análisis de distancias genéticas, según tabla 5.

Historia de los estudios de marcadores genéticos en poblaciones Chibcha/Paeza

Los estudios de marcadores genéticos en poblaciones de lengua Chibcha/Paeza reportados en la literatura internacional comenzaron a finales de la década del 50, cuando M. Layrisse y colaboradores estudiando los Warao del Delta del Orinoco en Venezuela encuentran ausencia del antígeno Diego (Layrisse et al., 1958). Poco tiempo después, los mismos autores describen un nuevo factor del sistema Rh (Rhe¹) entre los Ica o Bitucua, de la Sierra Nevada de Santa Marta en Colombia (Layrisse et al., 1961). Uno y dos años más tarde, Pons et al. (1962) y Layrisse et al. (1962 y 1963), reportan grupos sanguíneos eritrocitarios en los Barí y en los Waica, Ica, Páez, Tunebo y Warao de Colombia y Venezuela respectivamente.

Para esta época, Matson y Swanson (1963) comenzaban los estudios de marcadores genéticos eritrocitarios en varias tribus centroamericanas, incluyendo los Chibcha de Nicaragua: Misquito, Rama y Sumo. Los Barí de Venezuela fueron de nuevo estudiados un año más tarde por Layrisse y colaboradores (1964), usando un mayor número de sistemas eritrocitarios,

mientras en 1965 y 1966 el grupo de Matson y colaboradores completaba sus estudios en indígenas Chibcha de Costa Rica: Bribri, Boruca, Cabécar, Guatuso (1965a y 1965b), de Panamá: Kuna y Guaymi (1965b y 1965c) y de Ecuador: Colorado y Cayapas (1966). En 1967, Arends et al. reportan estudios genéticos extensos en los Yanomami del sur de Venezuela. Como resultado de los estudios llevados a cabo en un lapso de nueve años (1958 a 1967) se había reunido información sobre varios sistemas genéticos en un total de 17 tribus de lengua Chibcha-Paeza, repartidas en 6 países.

En 1974, Kirk et al. reportan estudios genéticos muy extensos llevados a cabo entre los Noanamá del río Siquirisua, en Colombia, y poco antes, Layrisse et al. (1972) presentaron los primeros resultados de estudios de antígenos leucocitarios del Sistema HLA en indígenas Warao, así como en Yanomama y Yekuana (1973). Algunos años más tarde, Johnson et al. (1978) reportan datos del sistema HLA en un pequeño grupo de indígenas Barí de la Sierra de Perijá, en Venezuela.

Las tribus Chibcha de Centro América han sido objeto de estudios genéticos más extensos a partir de 1979, cuando el grupo de geneticistas de la Universidad de Michigan, encabezados por J. V. Neel se interesó en ampliar la información recopilada hasta el momento entre los Guaymi de Panamá y Costa Rica, para compararlos con datos similares obtenidos por ellos mismos entre los Yanomami del sur de Venezuela (Gershowitz et al., 1972 y 1978; Tanis et al., 1974; Ward et al., 1975). Así, Spielman et al. (1979), reportan frecuencias de alelos de 9 sistemas genéticos en más de 400 indígenas, y de alelos HLA-A y B en un número muy pequeño de individuos. Barrantes et al. (1982) reportan resultados obtenidos en 2 comunidades Guaymi de Costa Rica, incluyendo 40 sistemas enzimáticos, de grupos sanguíneos y séricos. La información obtenida es comparada con la de otras comunidades Guaymi de Panamá, y otras tribus Chibcha de la misma área geográfica y de Sur América.

Seis sistemas eritrocitarios además del HLA fueron estudiados por Rothhammer et al. (1984) en los Atacameño del norte de Chile, y Goedde et al. (1985) reportaron posteriormente las frecuencias de 18 sistemas enzimáticos y de proteínas séricas en la misma tribu.

Estudios de marcadores genéticos efectuados más recientemente en indígenas de lengua Chibcha-Paeza incluyen frecuencias de antígenos HLA Clase II en los Warao de Venezuela, reportados por Layrisse et al. (1979, 1988); de antígenos HLA Clase I en los Kuna de Colombia, estudiados por Restrepo et al. (1988); y en los Kwaiker, también de Colombia, estudiados por Bernal et al. (1991).

Finalmente, nuevos datos sobre 48 loci genéticos recopilados entre 570 individuos de 6 tribus indígenas Chibcha de Costa Rica y Panamá—Boruca, Bribri, Cabécar, Guatuso, Kuna y Téribé—, han sido publicados recientemente por Barrantes et al. (1990).

Tabla 2. Contajes alélicos de un número variable de sistemas genéticos y alelos reportados en la literatura sobre 22 tribus indígenas americanas de lengua Chibcha/Paeza.

| Tribu | R1 | R2 | R0 | RZ | MS | Ms | NS | Ns | P1 | P2 | Dia | Dib | Jka | Jkb | Fya | Fyb | Gm | | Km | | ACP1 | | GUA | Hpt | | PGM1 | | Ref. No. | |
|-------|------|-----|----|-----|-----|------|-----|------|------|------|-----|------|------|------|------|------|------|-----|------|------|------|------|-----|------|-----|------|-----|----------|----|
| | | | | | | | | | | | | | | | | | Ag | Axg | 1 | 3 | A | B | | 1 | 2 | 1 | 2 | | |
| AT | 58 | 89 | 6 | 38 | 16 | 48 | 0 | 16 | 41 | 39 | 14 | 226 | 26 | 54 | 134 | 106 | | | | | | | | | | | | | 39 |
| BA | 93 | 29 | 1 | 3 | 20 | 66 | 9 | 25 | 18 | 52 | 0 | 186 | 37 | 33 | 41 | 37 | | | | | | | | | | | | | 39 |
| BK | 200 | 23 | 7 | 0 | 46 | 96 | 26 | 62 | 127 | 103 | 0 | 230 | 27 | 203 | 142 | 88 | 202 | 30 | 82 | 150 | 9 | 203 | 18 | 131 | 105 | 224 | 6 | 4 | |
| BR | 88 | 30 | 6 | 0 | 37 | 49 | 15 | 23 | 82 | 42 | 2 | 122 | 49 | 75 | 74 | 50 | 77 | 47 | 56 | 68 | 12 | 112 | 0 | 62 | 62 | 87 | 37 | 28 | |
| BI | 144 | 123 | 11 | 0 | 104 | 151 | 9 | 14 | 93 | 185 | 0 | 278 | 189 | 89 | 189 | 89 | 206 | 72 | 103 | 175 | 68 | 462 | 0 | 249 | 277 | 494 | 36 | 4 | |
| CB | 110 | 90 | 26 | 0 | 98 | 117 | 8 | 3 | 108 | 118 | 0 | 226 | 120 | 106 | 170 | 56 | 164 | 60 | 84 | 142 | 24 | 260 | 0 | 112 | 170 | 261 | 25 | 28 | |
| CY | 161 | 83 | 0 | 0 | 79 | 123 | 2 | 40 | 80 | 164 | 11 | 233 | 149 | 95 | 183 | 61 | | | | | | | | | | | | 31 | |
| CO | 25 | 10 | 1 | 0 | 3 | 27 | 0 | 6 | 20 | 16 | 1 | 35 | 15 | 21 | 20 | 16 | | | | | | | | | | | | 31 | |
| GU | 938 | 158 | 23 | 0 | 378 | 399 | 18 | 260 | 672 | 446 | 0 | 1118 | 122 | 996 | 481 | 637 | 699 | 423 | 533 | 589 | 67 | 876 | 175 | 605 | 521 | 1036 | 68 | 4 | |
| IC | 68 | 13 | 23 | 1 | 33 | 65 | 11 | 4 | 23 | 90 | 27 | 86 | 81 | 32 | 87 | 26 | | | | | | | | | | | | 20 | |
| IT | 49 | 52 | 7 | 1 | 74 | 85 | 22 | 64 | 83 | 26 | 5 | 92 | 57 | 52 | 65 | 44 | | | | | | | | | | | | 39 | |
| KU | 145 | 81 | 2 | 0 | 98 | 44 | 5 | 81 | 137 | 91 | 11 | 217 | 75 | 153 | 152 | 76 | 119 | 100 | 142 | 86 | 34 | 183 | 11 | 32 | 194 | 194 | 34 | 4 | |
| MI | 81 | 35 | 31 | 3 | 74 | 42 | 0 | 34 | 93 | 57 | 1 | 149 | 44 | 91 | 60 | 82 | | | | | | | | | | | | 39 | |
| PA | 81 | 18 | 5 | 0 | 10 | 68 | 2 | 24 | 33 | 71 | 18 | 86 | 48 | 56 | 67 | 37 | | | | | | | | | | | | 39 | |
| RA | 23 | 12 | 0 | 1 | 8 | 10 | 5 | 13 | 21 | 15 | 0 | 36 | 16 | 20 | 24 | 12 | | | | | | | | | | | | 27 | |
| SU | 80 | 11 | 10 | 2 | 76 | 16 | 10 | 1 | 40 | 63 | 6 | 97 | 50 | 53 | 80 | 23 | | | | | | | | | | | | 27 | |
| TE | 52 | 69 | 4 | 1 | 58 | 41 | 5 | 22 | 45 | 81 | 0 | 120 | 21 | 59 | 47 | 79 | 116 | 10 | | | | | | | | | | 28 | |
| TU | 34 | 63 | 3 | 0 | 33 | 27 | 7 | 30 | 32 | 68 | 1 | 100 | 60 | 40 | 68 | 32 | | | | | | | | | | | | 20 | |
| WA | 463 | 194 | 21 | 7 | 62 | 242 | 248 | 132 | 106 | 579 | 5 | 833 | 140 | 418 | 692 | 146 | 393 | 166 | 320 | 239 | 2 | 233 | | 44 | 82 | | | 39 | |
| YA | 3140 | 270 | 42 | 354 | 514 | 1933 | 114 | 1245 | 2072 | 1722 | 23 | 3782 | 1889 | 1757 | 2094 | 1659 | 2940 | 507 | 1377 | 2172 | 43 | 3258 | | 2823 | 603 | 3188 | 154 | 39 | |
| GT | 82 | 66 | 8 | 2 | 6 | 74 | 31 | 47 | 6 | 132 | 0 | 118 | 61 | 55 | 160 | 6 | | | | | | | | | | | | 4 | |
| NA | 127 | 39 | 2 | 0 | 25 | 92 | 3 | 48 | 73 | 95 | 0 | 168 | 123 | 45 | 130 | 39 | | | | | | | | | | | | 16 | |

Tribus: AT Atacameño; BA Barí; BK Bokota; BR Boruca; BI Bribri; CB Cabécar, CY Cayapa; CO Colorado; GU Guaymí; IC Ica; IT Ionama; KU Kuna; MI Miskito; PA Paez; RA Rama; SU Sumo; TE Téribe; TU Tunebo; WA Warao; YA Yanomami; GT Guatuso; NA Noanamá.

Análisis de la información genética existente hasta el momento en tribus indígenas Chibcha/Paeza

A pesar de que veintidós de las veintiséis poblaciones indígenas Chibcha -Paeza indicadas en la Tabla 1 han sido objeto de innumerables estudios de marcadores genéticos, la información acumulada es muy variable para las diferentes sociedades. Así, mientras en algunos grupos existen en la actualidad datos de frecuencias de sólo catorce variantes para cinco sistemas genéticos, en otros existe información para más de cuarenta variantes en veintidós sistemas polimórficos. Aun más, no siempre existe uniformidad en los sistemas genéticos seleccionados para el estudio. Nuestro análisis se basará en las tribus indicadas en la Tabla 1, agrupadas de acuerdo a lo señalado en la misma, usando los conteos alélicos listados en la Tabla 2, obtenidos de la literatura.

Tabla 3. Características de tribus Chibcha

| |
|---|
| ALTA FRECUENCIA DE VARIANTES PRIVADAS: |
| A. TRANSFERRINA D China (Tf D-chi) |
| PRESENCIA DE VARIANTES PRIVADAS EN ALGUNOS SISTEMAS: |
| A. TRIOSA FOSFATO ISOMERASA BRIBRI (TP13-BRI) |
| B. TRANSFERRINA D GUAYMI (TFD-GUA) |
| C. FOSFATASA ACIDA GUAYMI (ACP B GUA) |
| D. DESHIDROGENASA LACTICA GUAYMI (LDH B GUA) |
| E. PEPTIDASA A KUNA (PEPA KUNA) |
| F. ALBUMINA (WARAO; YAN-1; YAN-2) |
| G. FACTOR Rh e' en ICA |
| AUSENCIA DEL ANTIGENO DIEGO A: |
| A. EN 5 DE 20 TRIBUS LA FRECUENCIA ES MENOR DE 5% (BORUCA, CAYAPA, ICA, KUNA, SUMO) |
| EN EL SISTEMA HLA: |
| A. PRESENCIA DE HLA-Cw1 |
| B. BAJA FRECUENCIA DE HLA-B 35/53 Y Cw4 |

Tabla 4. Distancia euclídea $\times 10^3$ (triangular superior superior) y de NEI $\times 10^3$ (triangular inferior) entre tribus de filiación lingüística Chibcha-Paeza obtenidas con sistemas Rh, MNS, P, DUFFY Y DIEGO.

| Tribu | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 | 9 | 10 | 11 | 12 | 13 | 14 | 15 | 16 | 17 | 18 | 19 | 20 | 21 | 22 | * | |
|-------|-----|------|-----|------|-----|-----|-----|------|-----|------|-----|-----|-----|------|-----|-----|-----|-----|-----|------|------|------|------|-----|
| 1 | | 1018 | 959 | 1022 | 439 | 489 | 440 | 1007 | 476 | 436 | 554 | 623 | 454 | 1028 | 624 | 559 | 534 | 478 | 556 | 545 | 561 | 1126 | 663 | |
| 2 | 304 | | 988 | 969 | 959 | 914 | 904 | 947 | 909 | 1026 | 936 | 963 | 944 | 936 | 996 | 955 | 911 | 967 | 952 | 971 | 955 | 1027 | 959 | |
| 3 | 255 | 83 | | 973 | 902 | 984 | 946 | 995 | 978 | 958 | 971 | 976 | 937 | 978 | 993 | 993 | 962 | 969 | 975 | 1018 | 1028 | 1076 | 979 | |
| 4 | 363 | 138 | 113 | | 930 | 988 | 955 | 967 | 947 | 1028 | 930 | 985 | 948 | 987 | 962 | 943 | 948 | 948 | 986 | 1029 | 1008 | 1019 | 975 | |
| 5 | 84 | 298 | 217 | 275 | | 391 | 336 | 965 | 396 | 484 | 317 | 357 | 236 | 937 | 429 | 334 | 402 | 409 | 424 | 435 | 473 | 1007 | 551 | |
| 6 | 92 | 233 | 304 | 384 | 75 | | 200 | 912 | 347 | 549 | 447 | 335 | 359 | 913 | 525 | 294 | 373 | 404 | 373 | 413 | 251 | 1023 | 547 | |
| 7 | 89 | 226 | 273 | 345 | 62 | 14 | | 913 | 269 | 518 | 387 | 334 | 331 | 927 | 458 | 350 | 221 | 334 | 383 | 454 | 334 | 1042 | 526 | |
| 8 | 305 | 65 | 135 | 131 | 338 | 222 | 230 | | 928 | 1027 | 995 | 938 | 947 | 945 | 998 | 938 | 947 | 931 | 946 | 1047 | 930 | 1076 | 996 | |
| 9 | 72 | 206 | 270 | 309 | 68 | 43 | 24 | 854 | | 596 | 331 | 409 | 297 | 936 | 449 | 436 | 265 | 342 | 429 | 532 | 412 | 1069 | 560 | |
| 10 | 92 | 293 | 198 | 325 | 56 | 106 | 130 | 318 | 150 | | 593 | 571 | 459 | 990 | 593 | 544 | 590 | 586 | 386 | 500 | 581 | 1023 | 668 | |
| 11 | 132 | 300 | 287 | 274 | 35 | 126 | 102 | 426 | 61 | 128 | | 470 | 327 | 959 | 449 | 407 | 363 | 451 | 479 | 423 | 523 | 990 | 586 | |
| 12 | 174 | 269 | 273 | 350 | 56 | 35 | 254 | 87 | 109 | 124 | | | 302 | 911 | 384 | 321 | 397 | 427 | 299 | 544 | 321 | 1035 | 567 | |
| 13 | 67 | 249 | 209 | 294 | 11 | 48 | 54 | 293 | 54 | 40 | 47 | 50 | | 905 | 402 | 331 | 397 | 434 | 291 | 427 | 399 | 1007 | 530 | |
| 14 | 303 | 46 | 67 | 172 | 256 | 222 | 254 | 81 | 27 | 194 | 328 | 220 | 200 | | 976 | 926 | 958 | 982 | 899 | 969 | 929 | 1008 | 952 | |
| 15 | 190 | 301 | 271 | 290 | 42 | 99 | 68 | 352 | 82 | 132 | 57 | 47 | 61 | 299 | | 431 | 377 | 410 | 452 | 604 | 406 | 1046 | 617 | |
| 16 | 146 | 323 | 334 | 289 | 53 | 51 | 74 | 272 | 107 | 86 | 102 | 45 | 49 | 259 | 80 | | 455 | 448 | 358 | 391 | 293 | 947 | 579 | |
| 17 | 158 | 236 | 288 | 331 | 87 | 75 | 28 | 297 | 31 | 209 | 83 | 72 | 96 | 322 | 50 | 142 | | | 330 | 458 | 541 | 425 | 1065 | 555 |
| 18 | 93 | 291 | 318 | 303 | 80 | 58 | 30 | 259 | 34 | 166 | 100 | 84 | 89 | 351 | 77 | 91 | 41 | | 490 | 643 | 417 | 1097 | 568 | |
| 19 | 135 | 235 | 234 | 312 | 56 | 44 | 74 | 237 | 104 | 37 | 118 | 36 | 29 | 152 | 89 | 34 | 144 | 128 | | 445 | 370 | 971 | 595 | |
| 20 | 118 | 316 | 316 | 408 | 65 | 91 | 123 | 424 | 127 | 59 | 80 | 125 | 45 | 452 | 142 | 81 | 191 | 188 | 64 | | 499 | 938 | 568 | |
| 21 | 129 | 250 | 327 | 387 | 85 | 7 | 25 | 223 | 59 | 116 | 139 | 25 | 58 | 224 | 83 | 42 | 84 | 65 | 39 | 112 | | 1037 | 637 | |
| 22 | 467 | 202 | 196 | 130 | 305 | 399 | 456 | 255 | 446 | 236 | 312 | 364 | 283 | 130 | 363 | 254 | 526 | 504 | 227 | 248 | 390 | | 1030 | |
| ** | 179 | 232 | 237 | 282 | 124 | 130 | 129 | 256 | 136 | 152 | 160 | 135 | 111 | 219 | 151 | 139 | 166 | 160 | 120 | 171 | 137 | 319 | | |

* - promedios de 21 distancias Euclídeas ** - promedios de 21 distancias de Nei.

Identificación de tribus: 1. Sumo, 2. Rama, 3. Cabécar, 4. Téribé, 5. Bribri, 6. Bokota, 7. Boruca, 8. Guaymi, 9. Kuna, 10. Ica, 11. Tunebo, 12. Colorado, 13. Cayapa, 14. Noanama, 15. Atacameño, 16. Bari, 17. Ironama, 18. Miskito, 19. Paez, 20. Warao, 21. Yanomami, 22. Guatuso.

Para calcular distancias genéticas se utilizó: 1) la distancia estandarizada de Nei (1971, 1978), y 2) la distancia Euclídea o de Edwards, siguiendo la fórmula indicada en Cavalli-Sforza y Edwards (1967). La comparación entre las matrices de distancia de Nei y Euclídea se hizo de acuerdo a la metodología de Smouse et al. (1986). Los árboles filogenéticos o dendrogramas se construyeron de acuerdo al método de distancia promedio, UPGMA (Nei, 1987). Todos los análisis se hicieron con programas Fortran desarrollados por uno de nosotros (ARL), en una computadora IBM AT 80.

Resultados y discusión

Características generales de las tribus Chibcha/Paeza

Igual que otros grupos indígenas de Centro y Suramérica, las sociedades Chibcha/Paeza presentan frecuencias promedio muy elevadas de genes I^a(ABO), P1, R1 (RH), Fya (Duffy) y Hp1 (haptoglobinas) y una enorme variabilidad en las frecuencias de cada alelo, con muy pocas excepciones. Sin embargo, presentan características especiales que, en conjunto, podrían distinguirlas de otros grupos indígenas: alta frecuencia de transferrina D chi, presencia de variantes privadas en determinados sistemas genéticos (TP1 3-BRI, TFD-Gua, ACP B-Gua, LDH B-Gua, PEPA Kuna, Alb-Warao, Alb YAN 1, Alb YAN 2, Factor Rh ci); presencia de HLA-Cw1; baja frecuencia de HLA-B35 y Cw4, y ausencia o baja frecuencia del antígeno Diego (Tabla 3). Estas características han sido reportadas por diferentes autores y requerirán confirmación cuando se amplíen los estudios en éstas y en otras sociedades.

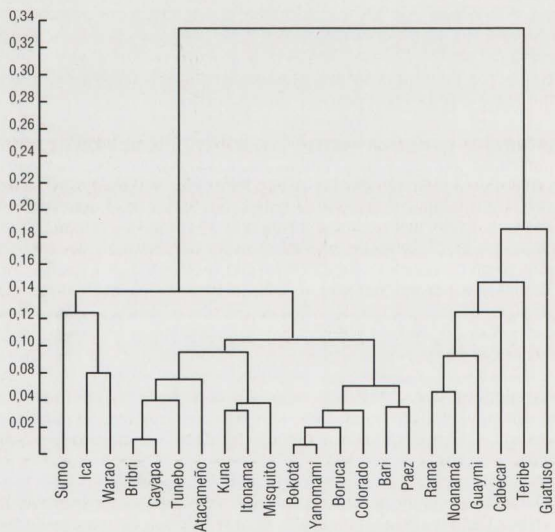
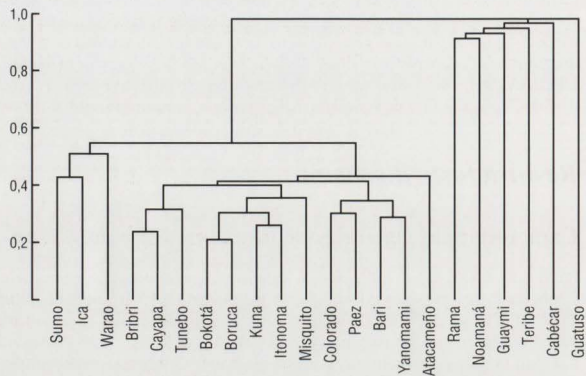
Distancias genéticas entre las tribus Chibcha/Paeza

De acuerdo a la información existente para cada una, las sociedades se organizaron en cinco grupos para los cálculos de distancias genéticas. El análisis fue hecho utilizando un mínimo de 14 variantes para 22 tribus y un máximo de 25 variantes para otras ocho. Las matrices de distancia obtenidas en el análisis de las 22 tribus con las 14 variantes, aparecen en la Tabla 4. Las poblaciones más aisladas, en promedio, según ambas distancias, resultan ser Guatuso, Guaymi, Téribe y Cabécar; y las menos aisladas, Cayapa, Bokota y Boruca (según la Euclídea) o Cayapa Paez y Bribri (según Nei).

Los dendrogramas obtenidos con cada medida de distancia presentaron pequeñas diferencias, pero las correlaciones entre ambas matrices son altas, variando entre 0,846 y 0,917, todas significativas para $p < 0.01$.

Del análisis de los dendrogramas obtenidos con el conjunto de las 22 tribus Chibcha-Paeza (Figura 1) se desprende la existencia de tres

Figura 1. Dendogramas construidos con distancias genéticas Euclideana arriba y según Nei abajo, con 22 tribus de afiliación lingüística Chibcha-Paeza.

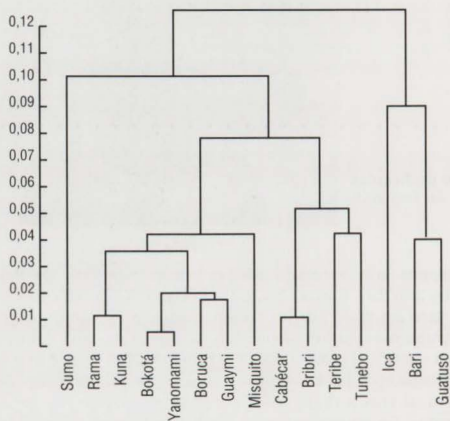
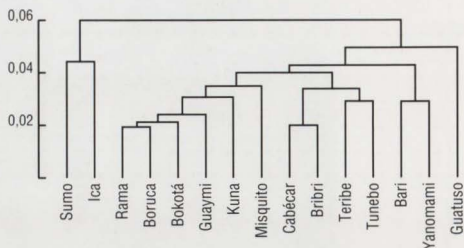




Campefino de Ráquira,
fotografía de Fernando
Urbina.

grandes grupos: uno formado por las etnias más aisladas del resto, constituido por los Rama, Noanama, Guaymi, Téribé, Cabécar y Guatuso; otro formado por las tribus Sumo, Ica y Warao, que se une al tercer grupo más numeroso de tribus, a 0,560 u en el dendrograma Euclideano y a 0,120 u en el dendrograma de Nei. Este último grupo está constituido por las trece poblaciones más relacionadas entre sí, y que forman tres subgrupos ligeramente diferentes en los dos dendrogramas. En ambos existe el par Bribri-Cayapa, al cual se une a poca distancia la etnia Tunebo, y el par Kuna-Itonama al cual se une la etnia Misquito. Un tercer sub-grupo estaría formado por las etnias Colorado, Páez, Barí y Yanomami. En el dendrograma de Nei las tribus Bokota y Boruca se incluyen en este último sub-grupo, mientras en el Euclideano, los Bokota y Boruca forma un par que se relaciona con los Kuna-Itonama y Misquito. De los dendrogramas se desprende en forma general, que las tribus más relacionadas entre sí son Bokota-Yanomami-Boruca y Bribri-Cayapa (según Nei) y Bokota-Boruca y Bribri-Cayapa (Euclideana). Los Warao, Ica y Sumo, aunque se parecen ligeramente entre sí, tienden a estar aislados del resto, igual que los Rama, Noanama, Guaymi, Téribé, Cabécar y Guatuso.

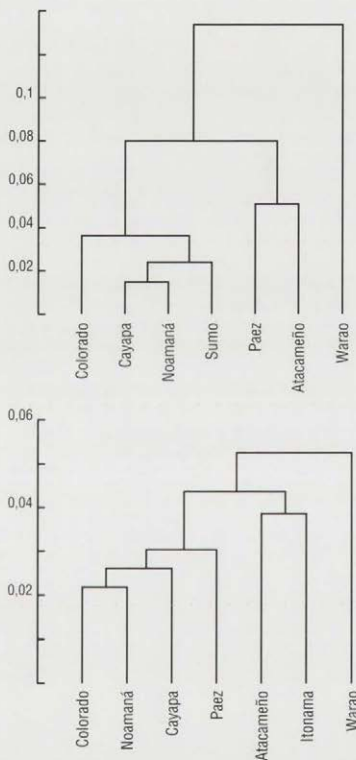
Figura 2. Dendogramas construidos con distancias genéticas entre 15 tribus de afiliación lingüística Chibcha [Euclidea arriba y según Nei abajo].



Los dendrogramas obtenidos con 15 tribus Chibcha (Figura 2) muestran 2 grupos más relacionados, formados el primero por las tribus Bokota, Boruca, Guaymi, Misquito y Rama y el segundo por los pares Cabécar-Bribri y Téribe-Tunebo. En ambos dendrogramas, aparecen los Sumo, Ica y Guatuso como las tribus más aisladas del resto. Los grupos discrepantes son los Bari y los Yanomami, que en el dendrograma Euclideo forman un par que se une tardíamente a los otros grupos, mientras en el dendrograma de Nei, los Yanomami forman un par íntimamente relacionado a los Bokota, y los Bari se mantienen aislados de los demás, con los Guatuso. Las relaciones entre las siete tribus de lengua Paeza (Figura 3) son bastante similares en los 2

dendrogramas, reflejándose la existencia de dos grupos de tribus relacionadas entre sí, uno que incluye a los Cayapa, Colorado, Noanama y Paez, y otro con el par Atacameño-Itonama. Los Warao aparecen como los más aislados del resto en ambos casos.

Figura 3. Dendrogramas obtenidos con distancias genéticas según Nei arriba y Euclidiana abajo, con 7 tribus de lengua Paeza.



Estos resultados reflejan algunas relaciones de semejanza ya reportadas para grupos muy cercanos cultural y geográficamente (Barrantes et al. 1982, Barrantes, 1990) como es el par Bokota-Boruca. Es interesante

encontrar la relación Yanomami-Bokota, conociendo que los Bokota constituyen un sub-grupo de los Guaymi (Guaymi del Este, Barrantes et al., 1982), y que una relación genética muy estrecha ha sido reportada entre los Yanomami/Guaymi y posteriormente rechazada por el grupo de la Universidad de Michigan, ya que hemos usado las frecuencias reportadas por este grupo de investigadores (Fitch y Neel, 1969; Spielman et al., 1979). Nuestro análisis confirma igualmente que entre las tribus de Centro-América, la tribu Guatuso es la más aislada genéticamente del resto (Barrantes, 1990). La divergencia de los Ica tiene una posible explicación en la frecuencia del gen Diego, mientras que la de los Sumo se debería a su diferencia del resto en el sistema MNS (Barrantes et al., 1982). Nuestro análisis, sin embargo, revela una relación genética cercana entre tribus geográficamente distantes como los tríos Bri-bri-Cayapa-Tunebo, (Euclideana y Nei), Kuna-Itonama-Misquito (Nei), o los pares Yanomami-Barí (Euclideana), Barí-Páez (Nei), y Noanama-Rama (Nei), no reportadas previamente.

Los promedios de las distancias genéticas Euclidianas fluctuaron entre 0.467 y 0.690, y las obtenidas según Nei entre 0.058 y 0.175, al analizar 8, 10 y 22 tribus Chibcha-Paeza en conjunto (Tablas 2 y 5). Tanto las distancias Euclidianas como las obtenidas según Nei tienden a aumentar a medida que aumenta el número de tribus, reflejando un aumento en la variabilidad genética estudiada.

Tabla 5. Distancias genéticas promedio entre tribus de afiliación lingüística Chibcha/Paeza.*

| Grupo | Tribus | Número de Sistemas | Variantes | Distancia genética | |
|-------|------------|--------------------|-----------|--------------------|-------|
| | | | | Euclídea | NEI |
| 1 | 8 | 10 | 25 | 0,522 | 0,068 |
| 2 | 10 | 8 | 21 | 0,467 | 0,058 |
| 3 | 22 | 5 | 14 | 0,690 | 0,175 |
| 4 | 7 PAEZA | 5 | 14 | 0,395 | 0,072 |
| 5 | 15 CHIBCHA | 5 | 14 | 0,421 | 0,083 |

Sistemas genéticos usados: Rh, MNS, Fy, P, Di en todos los grupos; JK, Gm y Km en el grupo 1; ACP1 y Hp en grupos 1 y 2; PGM sólo en el grupo 2.

* Según Greenberg, 1987.

Los promedios de distancias Euclidianas obtenidos son valores muy parecidos a los reportados por Salzano y Callegari-Jacques (1988) para seis tribus Chibcha (0.4038), dos tribus Lengua (0.4350), dos tribus Pano

(0.4291) y siete tribus Arawaco (0.3748). La distancia promedio más elevada obtenida en nuestro análisis con 14 variantes, es aun inferior a la reportada por los mismos autores entre seis tribus de lengua Tupi. Sin embargo, distancias menores han sido encontradas entre tribus de afiliación lingüística Ge, Mataco y Quechua.

El análisis de las tribus agrupadas separadamente en Chibchas y Paezas (Grupos 4 y 5 de la Tabla 5) pudo hacerse sólo con cinco sistemas y catorce variantes genéticas, debido a la limitación de estudios de marcadores genéticos comunes reportados en la literatura; los promedios de las distancias obtenidas, sin embargo, difieren marcadamente, mostrando distancias inferiores a las obtenidas con igual número de sistemas genéticos y las veintidós tribus, usando ambas medidas de distancia. Esto, junto a lo discutido anteriormente, refleja la influencia de las semejanzas y diferencias culturales que han permitido separar a estas tribus en dos grupos (Chibcha o Paeza).

Conclusiones

Los promedios de distancias genéticas obtenidas entre veintidós tribus de afiliación lingüística Chibcha-Paeza (según Greenberg, 1987), usando catorce variantes de cinco sistemas genéticos, muestran valores superiores cuando las tribus se analizan como un sólo grupo (0.690 de distancia Euclidea y 0.175 según Nei) comparado a cuando se agrupan separadamente en grupos de afiliación Chibcha (0.421 y 0.083) o de afiliación Paeza (0.395 y 0.072) respectivamente.

A pesar del avance en la metodología para analizar relaciones entre diferentes poblaciones basadas en la información sobre frecuencias de marcadores genéticos, es indudable que los resultados obtenidos deben ser vistos con gran precaución; necesitan ser evaluados considerando las limitaciones impuestas por la cantidad y la calidad de los datos existentes en la literatura (posibles errores en la selección y en el tamaño de las muestras de cada tribu, en la reproducibilidad de los datos y en los sistemas usados). Es indispensable considerar la estructura de las tribus indígenas, su aislamiento y las fluctuaciones de frecuencias observadas en diferentes poblados de una misma tribu.

La posibilidad de usar novedosas técnicas moleculares aplicables al estudio de poblaciones humanas, abre un campo muy fértil y de muchas expectativas.

La información genética obtenida necesita en todo caso ser comparada con información antropométrica, cultural, histórica, y lingüística en cada tribu, para alcanzar una interpretación adecuada de la misma.

Bibliografía

- ARENDS, T. et al. 1967. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 57: 1252.
- BARRANTES, R et al. 1982. *American Journal Phys Anthropol* 58: 201.
- BARRANTES, R. 1990. *Rev Biol Trop* 38: 277.
- BARRANTES R. et al. 1990. Microevolution in Lower Central America: Genetic Characterization of the Chibcha Speaking Groups of Costa Rica and Panama. En *American Journal of Human Genetics* 46: 63.
- BERNAL J. et al. 1991. *Tissue Antigens* 37: 141.
- CAVALLI-SFORZA, LL. y EDWARDS AWF. 1967. *American Journal of Human Genetics* 19: 233.
- CAVALLI-SFORZA, LL. et al. 1988. *J. Proc Natural Acad. Sci USA* 85: 6002.
- FITCH, WM & JV NEEL. 1969. *American Journal of Human Genetics* 21: 384.
- GERSHOWITZ, H. et al. 1972. *Ann Hum. Genet (London)* 35: 261.
- GERSHOWITZ, H. y NEEL J. 1978. *Am J. Phys Anthropol* 49: 289.
- GOEDDE, HW. et al. 1985. *Annals Hum Biol* 12: 251.
- GREENBERG, J. H. 1960. Men and Cultures: Selected Papers of the 5th Intern. Congress of Anthropological and Ethnological Science: 791. University of Pennsylvania Press.
- GREENBERG, J. H. et al. 1986. *Current Anthropology* 27: 477.
- GREENBERG, J. H. 1987. *Language in the Americas*. Stanford University Press. Stanford, California.
- JOHNSON, A. H. et al. 1978. *Tissue Antigens* 12: 163.
- KIRK, R. H. et al. 1974. *American Journal Phys. Anthropology* 41: 301.
- LAYRISSE, M. et al. 1958. *Nature*, 181: 118.
- LAYRISSE, M. et al. 1961. *Nature* 191: 503.
- LAYRISSE, M. et al. 1962. *Southwestern Journal Anthropol.* 18: 87.
- LAYRISSE, M. et al. 1963. *American Anthropologist*, 65: 36.
- LAYRISSE, M. et al. 1964. *Human Biology* 36: 235.
- LAYRISSE, Z. et al. 1972. *Histocompatibility Testing: 277*. J. Dausset & J. Colombani (eds). Munksgaard.
- LAYRISSE, Z. et al. 1973. *American Journal of Human Genetics*, 25: 493.

- LAYRISSE, Z. et al. 1979. *Transplant Proc* 4: 1788.
- LAYRISSE, Z. et al. 1988. *Human Immunology* 23: 45.
- LOUKOTKA, C. 1968. *Clasificación of South American Indian Languages*. J. Wilbert, ed. Latin American Center-UCLA. Los Angeles.
- MATSON, C. A. & SWANSON J. 1963. *American Journal Phys. Anthropology* 21: 545.
- MATSON, C. A. & SWANSON J. 1965a. *American Journal Phys. Anthropology* 23: 107.
- MATSON, C. A. et al. 1965b. *American Journal Phys. Anthropology* 23: 123.
- MATSON, C. A. Y SWANSON. 1965c. *American Journal Phys. Anthropology* 23: 413.
- MATSON, C. A. et al. 1966. *American Journal Phys. Anthropology* 24: 51.
- NEI, M. 1971. *Genetic Structure of Populations*:45-54. NE Morton. University Press. Honolulu, Hawaii.
- NEI, M. 1978. *Genetics* 89: 583.
- NEI, M. 1987. *Molecular Evolutionary Genetics*. Columbia University Press. New York.
- PONS, A. R. et al. 1962. *Kasmera* 1: 11.
- RESTREPO, M. et al. 1988. *Rev Inst Med Trop* 30:323. Sao Paulo.
- RIVET, P. 1942. *JSA* 34: 1.
- ROTHHAMMER, F. et al. 1984. *American Journal Phys Anthropol* 65: 243.
- SALZANO, F. & CALLEGHARI-JACQUES S. 1988. *South American Indians: A case Study in Evolution*:182. Clarendon Press. Oxford.
- SMOUSE, P. E. et al. 1986. *Syst Zool* 35: 627.
- SPIELMAN, R. S. et al. 1979. *Current Anthropology* 20: 377.
- SWADESH, M. 1959. *Cuadernos del Instituto de Historia. Serie Antropología* 8. University of México. Mexico City.
- TANIS, R. et al. 1974. *Annual Human Genetics* 38: 179.
- WARD, R. H. et al. 1975. *American Journal of Human Genetics* 27: 1.
- WILBERT, J. 1972. *Survivors of El Dorado*. Praeger Publishers.